

УДК 595.132:576.316.7

**Г. П. Подгорнова, М. Алюарт де ля Крус, Т. И. Дмитриева,
В. В. Ломакин, П. В. Тимофеев, В. П. Шарпило****ЭВОЛЮЦИЯ КАРИОТИПОВ НЕМАТОД НАДСЕМЕЙСТВ
TRICHOSTRONGYLOIDEA И STRONGYLOIDEA**

Для исследования нами избраны представители двух надсемейств отряда Strongylida — Trichostrongyloidea и Strongyloidea. К настоящему времени имеются сведения о хромосомах всего около 20 видов этого отряда, и новые данные представляют в связи с этим несомненный интерес. Наряду с числом хромосом и типом определения пола мы исследовали также морфологию хромосом, их абсолютную длину и поведение в ходе мейоза и митоза. На основе собственных материалов и литературных данных делается попытка анализа эволюционных процессов в кариотипах нематод указанных надсемейств и механизмов видообразования в пределах этих таксонов.

Материал и методика. Исследованы кариотипы самок и самцов 10 представителей надсемейства Trichostrongyloidea и 5 представителей надсемейства Strongyloidea. Живых гельминтов промывали в воде, фиксировали в видоизмененном растворе Карнуа (3 части 96 %-го этилового спирта и 1 часть ледяной уксусной кислоты) в течение 20—24 ч, после чего хранили в 70 %-м спирте. Перед изготовлением препаратов червей тотально окрашивали в 20 %-м ацетоорсеине. Продолжительность экспозиции подбиралась индивидуально (от 1 до 24 ч). После окрашивания червей промывали в 45 %-й уксусной кислоте и готовили из них временные давленные препараты в 100 %-м глицерине. Мелких гельминтов раздавливали целиком, из достаточно крупных выделяли только участок тела, содержащий половую трубку с митозами и мейозами. Этот участок предварительно определяли при последовательном просмотривании всей половой трубки. При окантовке покровного стекла канадским бальзамом такие постоянные препараты можно хранить несколько лет. Изучение препаратов проведено на микроскопах МБИ-6 и Nu 2 при увеличении 600—1200 раз. Хромосомы измеряли непосредственно на микропрепарате, а также на рисунках, сделанных рисовальным аппаратом РА-6, и на микрофотографиях.

Для изучения хромосом использовали зиготы на ранних стадиях дробления (2—4 бластомера), гональные клетки, а также ооциты и сперматозоиды с различными фазами мейоза. Как правило, о кариотипах судили по 10 метафазным пластинкам у каждого пола при индексе спирализации 40—50 % (Гиндилис, 1966). Исключения будут оговорены ниже в конкретных случаях.

Результаты исследований. У всех изученных видов хромосомы голокинетические (=голоцентрические, с диффузной центромерой). Хромосомы не имеют ясно выраженной первичной перетяжки, хроматиды соединены в нескольких точках, отчего митотические хромосомы имеют вид палочек. Микротрубочки веретена митотического деления прикрепляются к таким хромосомам в нескольких точках (в соответствии с точками соединения хроматид) по их длине. Поэтому в ходе анафазы митоза хроматиды (сестринские хромосомы) движутся к полюсам клетки боком, параллельно друг другу (Босток, Самнер, 1981).

На примере *Parascaris equorum* было показано, что фрагменты таких хромосом, разрушенных в результате облучения, движутся к полюсам клетки в анафазе митоза самостоятельно (White, 1936), что подтверждает наличие в них точки прикрепления веретена, соответствующей центромере моноцентрической хромосомы.

© Г. П. ПОДГОРНОВА, М. АЛЮАРТ де ля КРУС, Т. И. ДМИТРИЕВА,
В. В. ЛОМАКИН, П. В. ТИМОФЕЕВ, В. П. ШАРПИЛО, 1991

В мейозе такие хромосомы приобретают вид телоцентриков, волокна веретена мейотического деления прикрепляются к ним в одной терминальной точке. Это явление получило название, как известно, «сжатие кинетической активности» (White, 1936; Кузнецова, Петропавловская, 1976; Кузнецова, 1979). В анафазе I и в анафазе II такие хромосомы движутся к полюсам клетки не параллельно друг другу, как в митозе, а центромерами вперед. В ходе мейоза, таким образом, эти хромосомы ведут себя как типичные телоцентрические хромосомы, в которых хроматиды соединены центромерой в одной точке. Такие хромосомы характерны для подавляющего большинства изученных в кариологическом отношении нематод подкласса Secernentea (Подгорнова и др., 1979). У всех изученных нами нематод пол определяется по типу *Protenor* (хх—хо), т. е. в кариотипе самки на одну хромосому больше, чем в кариотипе самца. В результате у самки образуется один тип яйцеклеток с гаплоидным набором хромосом (гомогаметный пол), у самца — два типа сперматозоидов (гетерогаметный пол).

Над семейство Strongyloidea. Изучены кариотипы трех видов рода *Oesophagostomum* и двух видов рода *Syngamus*.

Первый род в нашем материале представлен *O. columbianum*, *O. longicaudum* и *O. dentatum*. В литературе есть сведения о хромосомах *O. columbianum* (Le Sambre, 1968; Goswami, 1976). В диплоидном наборе у самки установлено 12 хромосом, у самца — 11, что свидетельствует о хх—хо механизме определения пола. Наши исследования подтверждают это как для *O. columbianum*, так и для *O. longicaudum* и *O. dentatum*. Поскольку непарной в кариотипе самца всегда является самая крупная хромосома, мы определили ее как «х» хромосому. В метафазе I мейоза у самки образуется 6 бивалентов (рис. 1). У самца в метафазе I образуется 5 бивалентов и 1 унивалент (рис. 2), что приводит к образованию после второго мейотического деления двух типов сперматид — с шестью и пятью хромосомами. По абсолютной длине хромосомы всех трех видов также сходны (мелкие 1,3—2,8 мкм, плохо дифференцирующиеся).

Для сравнения кариотипов этих видов по абсолютной длине хромосом мы использовали симметрические функции (Рыбина, Лобанов, 1983). Такое сравнение оказывается эффективным еще и потому, что в этом случае не требуется идентификация гомологов и можно использовать метафазные пластинки с разной степенью спирализации хромосом. Довольно показательным оказалось сопоставление индексов А и В (рис. 3), показывающее высокую линейную зависимость этих видов. Это дает основание считать различия кариотипов всех трех видов рода *Oesophagostomum* недостоверными как по относительной длине самой крупной хромосомы к сумме длин всего гаплоидного набора самки, так



Рис. 1. *Oesophagostomum columbianum* (метафаза I в ооците).

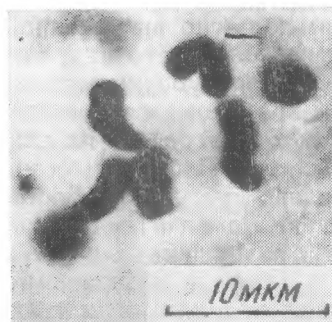


Рис. 2. *Oesophagostomum dentatum* (метафаза I в спермоците).

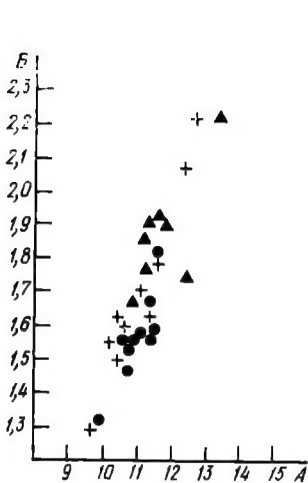


Рис. 3. Значение индексов А и В для самой длинной и самой короткой хромосом трех видов рода *Oesophagostomum*: *O. columbianum* (+); *O. longicaudatum* (.); *O. dentatum* (▲).

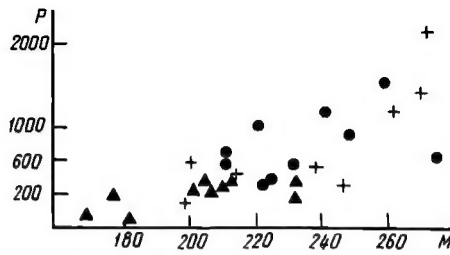


Рис. 4. Значение симметричных функций Р и М в наборах хромосом трех видов рода *Oesophagostomum*: *O. columbianum* (+); *O. longicaudatum* (.); *O. dentatum* (▲).

и по отношению абсолютных длин самой крупной и самой мелкой хромосом диплоидного набора.

Из всех использованных симметрических функций наиболее показательными оказались функции Р и М (рис. 4). На графике облака рассеивания трех видов в большей или меньшей степени перекрываются, давая очень малую дискриминацию. Это говорит о недостоверности различий по длине всех хромосом диплоидного набора изученных видов.

Одинаковыми для всех видов оказались и ход мейоза, и тинкториальные свойства.

Кариотипы *Syngamus trachea* и *S. skrjabinomorpha*, описанные нами ранее (Подгорнова и др., 1985), различаются по длине хромосом (у первого вида длина самой мелкой и самой крупной хромосом соответственно 2,1 и 3,0 мкм, у второго — 1,9 и 2,8 мкм). Различия статистически достоверны. Четко видна и разница в сумме длин хромосом гаплоидного набора: у первого она равна $16,5 \pm 0,2$ мкм, у второго — $14,0 \pm 0,1$ мкм ($t=10,8$). В диплоидном наборе самок обоих видов 12 хромосом (рис. 5 и 6), самцов — 11.

Надсемейство *Trichostrongyloidea*. Из трех видов изученных нами представителей рода *Dictyocaulus* описаны хромосомы

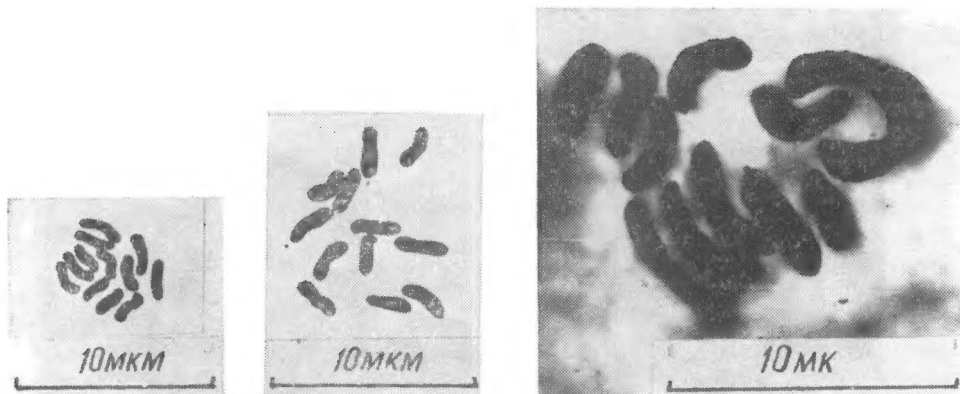


Рис. 5. *Syngamus skrjabinomorpha* (♀, метафаза митоза).

Рис. 6. *Syngamus trachea* (♀, метафаза митоза).

Рис. 7. *Dictyocaulus filaria* (♂, метафаза митоза).

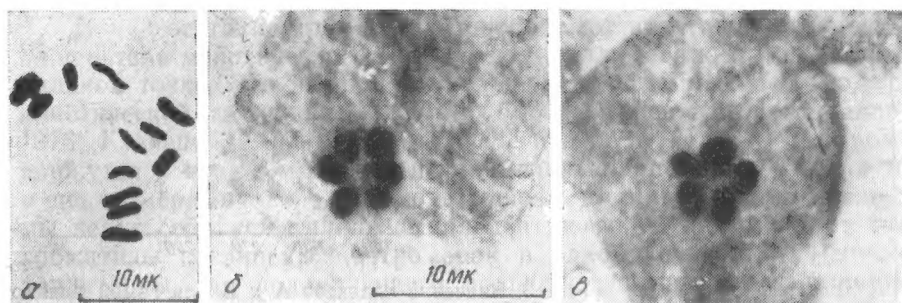


Рис. 8. *Dictyocaulus viviparus* (а — ♀, метафаза митоза; б — сперматиды с шестью хромосомами; в — то же с пятью хромосомами).

D. filaria и *D. viviparus* С. Струкманом (Struckman, 1905) и А. Уолтоном (Walton, 1940), а также дополнены нашими исследованиями (Дмитриева, Подгорнова, 1976; Подгорнова и др., 1979). При одинаковой морфологии и числе хромосом эти виды четко различаются по абсолютной длине хромосом. У *D. filaria* (рис. 7) хромосомы сравнительно крупные (5,2—7,6 мкм). У *D. viviparus* абсолютная длина хромосом значительно меньше (1,9—4,0 мкм). У обоих видов «х» хромосома самая крупная.

Кариотип *D. exerti* полностью сходен с таковым *D. viviparus* (рис. 8). У всех трех видов самка имеет в диплоидном наборе 12 хромосом, самец — 11, сперматоциты II всегда четко разделяются на шести- и пятихромосомные (рис. 8, б, в).

Mertensinema iberica. Самка в диплоидном наборе имеет 10 хромосом, самец — 9. Длина хромосом 2,1—4,5 мкм (Подгорнова, Шарпило,

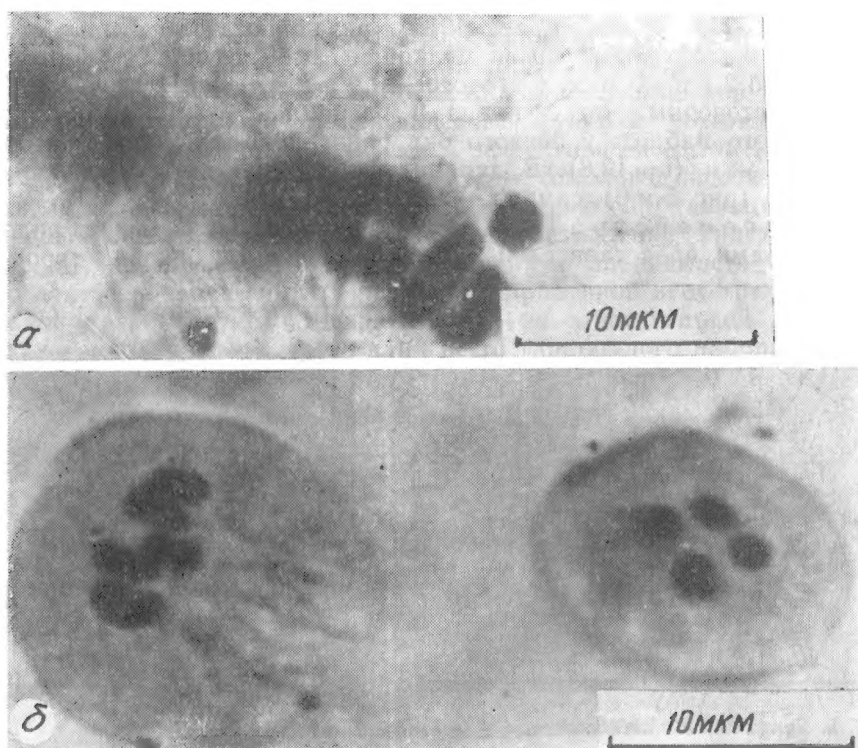


Рис. 9. *Mertensinema iberica* (а — ♂, метафаза I; б — сперматозоиды с пятью и шестью хромосомами).

1986). В метафазе I у самки 6 бивалентов и 1 унивалент, сперматозоиды двух типов — с четырьмя и с пятью хромосомами (рис. 9).

Haemonchus contortus. К. Бремнер (Bremner, 1955) нашел, что у самки 12 хромосом, у самца — 11. Наши исследования подтверждают это. Мы можем дополнить также, что абсолютная длина хромосом у этого вида 2,0—4,4 мкм. Самая крупная «х» хромосома. В метафазе I у самки образуется 6 бивалентов, у самца 5 бивалентов и 1 унивалент, что ведет к образованию сперматид — с пятью и шестью хромосомами.

Mecistocirrus digitatus. Литературных данных о хромосомах этого вида нет. Нам не удалось обнаружить у него митотических делений, соответственно, метафазных пластинок. Разные же фазы мейоза, как у самок, так и у самцов фиксировались часто, и мы сочли возможным судить о числе и размерах хромосом этого вида по бивалентам в метафазе I и мейотическим хромосомам. У самки в метафазе I образуется 6 бивалентов (рис. 10, а), из чего можно с большой степенью достоверности заключить, что диплоидный набор хромосом у самки равен 12. В позднем диакинезе «х» хромосомы остаются сконъюгированными конец-в-конец, что характерно для голокинетических хромосом. В конце первого деления созревания выделяется первое направительное тельце и образуется ооцит II с шестью хромосомами.

У самки в метафазе I образуется пять бивалентов и один унивалент (рис. 10, б), что приводит к образованию после I деления мейоза двух типов сперматоцитов II, а затем и двух типов сперматид — с пятью и шестью хромосомами (рис. 10, в). Все это дает основание считать, что у самца в диплоидном наборе 11 хромосом. Длина хромосом примерно 0,7—1,4 мкм.

Ostertagia circumcincta. Хромосомы ранее не описаны. Нами установлено, что у самки их 12 в диплоидном наборе (рис. 11, а), у самца — 11. Длина хромосом в пределах кариотипа 1,26—2,53 мкм. При кариотипировании метафазных пластинок самцов, как правило, пятая хро-

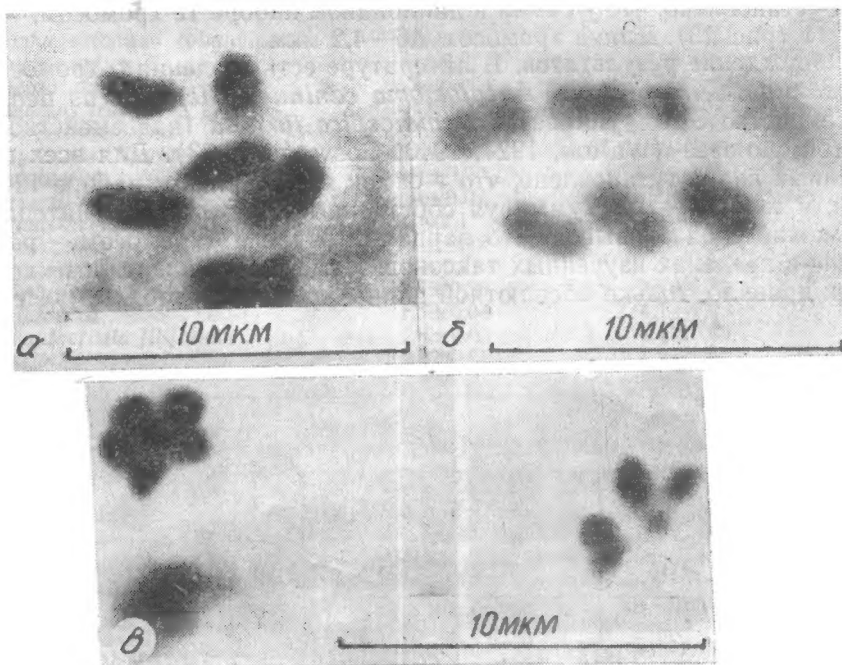


Рис. 10. *Mecistocirrus digitatus* (а — ♀, метафаза I; б — ♂, метафаза I; в — сперматиды с шестью и пятью хромосомами).

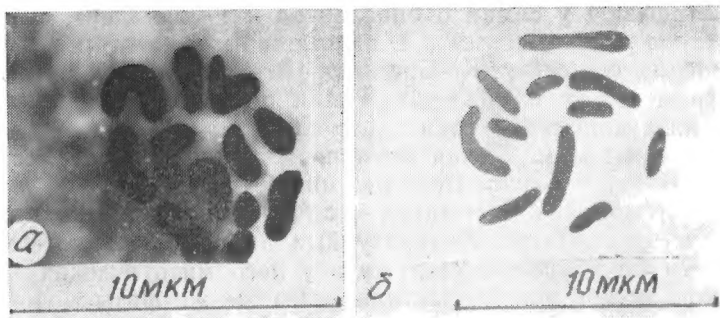


Рис. 11. *Ostertagia circumcincta* (а — ♀ метафаза митоза; б — ♂, метафаза митоза).

мосома оставалась без пары. Отсюда мы считаем, что «х» хромосомы у этого вида представлены третьей парой диплоидного набора (рис. 11, б).

Ostertagia dahurica. Хромосомы ранее не описаны. Нами установлено, что у самки в диплоидном наборе 12 хромосом (рис. 12, а), у самца — 11. Непарная хромосома в кариотипе самца по абсолютной длине занимает последнее место (рис. 12, б). Таким образом, «х» хромосомы у этого вида является шестой парой. Ход мейоза у самок и самцов обоих видов аналогичен описанному выше. Два вида рода *Ostertagia* различаются по абсолютной длине хромосом (3) и по длине половых.

Oswaldocruzia filiformis. Хромосомы этого вида описаны нами ранее (Подгорнова, 1975). У самки в диплоидном наборе 12 хромосом, у самца — 11. Длина хромосом 1,8—4,1 мкм. Ход мейоза у обоих полов не отличается от описанного выше.

Marshallagia marshalli. Хромосомы этого вида ранее не описаны. Нами установлено, что у самки в диплоидном наборе 12 хромосом, у самца — 11 (рис. 13). Длина хромосом 2,6—4,2 мкм.

Обсуждение результатов. В литературе есть сведения о хромосомах *Cyclostomum tetracanthum*, *Ancylostoma caninum*, *Stephanurus dentatus* (надсемейство Strongyloidea) и *Nematospira turgida* (надсемейство Trichostrongyloidea) (Walton, 1924, 1940; Goswami, 1973). Для всех перечисленных видов установлено, что у самок в диплоидном наборе 12 хромосом, у самцов — 11. Суммируя собственные результаты и литературные, можно сделать вывод, что вариации в числе хромосом — редкое явление в пределах изученных таксонов. Изменения кариотипов касаются, как правило, только абсолютной длины хромосом (таблица). Исходя

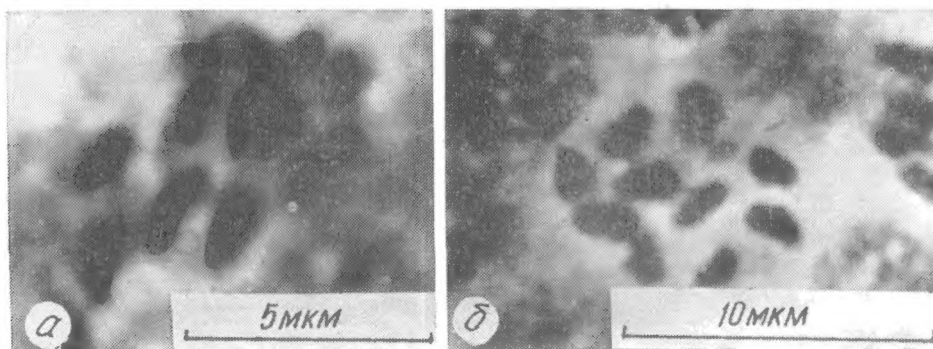


Рис. 12. *Ostertagia dahurica* (а — ♀, метафаза митоза; б — ♂, метафаза митоза).

Рис. 13. *Marshallagia marshalli* (♂, метафаза I).

из этого, можно предположить, что видообразование у этих нематод связано с особенностями в структуре и поведении голокинетических хромосом. В исследованиях Т. Бовери (Boveri, 1892, 1909а, б, 1910) на *Parascaris equorum* показано, что у расы,

содержащей в ядрах зиготы 2 хромосомы (var. univalens и у расы, содержащей в ядрах зиготы 4 хромосомы (var. bivalens), хромосомы содержат большие концевые гетерохроматиновые сегменты. Во втором делении зиготы эти сегменты открываются в одной из клеток и в дальнейшем дегенерируют. Явление это получило название диминуции хроматина. Оставшиеся полицентрические участки хромосом фрагментируются на 30 мелких, содержащих центромеру участков. В дальнейшем только в клетках зародышевого пути сохраняется $2t=2$ или $2t=4$ и только в этих клетках хромосомы с нередуцированными гетерохроматиновыми концами. В соматических клетках число хромосом увеличено, и гетерохроматиновые концы утеряны. Х. Тоблер (Tobler et al., 1973) у *Ascaris lumbricoides* обнаружил, что в бластомерах элиминируется примерно 27 % от общего количества ДНК соматических клеток, которые, вероятнее всего, представляют собой гетерохроматиновые участки хромосом. Об элиминации хроматина известно ранее (Goswami, 1973).

Абсолютная длина хромосом нематод, мкм

Вид	Длина хромосом	
	самой мелкой	самой крупной
<i>Oesophagostomum columbianum</i>	$1,3 \pm 0,02$	$2,8 \pm 0,02$
<i>O. longicaudum</i>	$1,4 \pm 0,07$	$2,7 \pm 0,08$
<i>O. dentatum</i>	$1,3 \pm 0,001$	$2,6 \pm 0,003$
<i>Syngamus trachea</i>	$2,1 \pm 0,01$	$3,0 \pm 0,02$
<i>S. skrjabinomorpha</i>	$1,9 \pm 0,03$	$2,8 \pm 0,04$
<i>Dictyocaulus filaria</i>	$5,2 \pm 0,50$	$7,6 \pm 0,80$
<i>D. viviparus</i>	$1,9 \pm 0,20$	$4,0 \pm 0,40$
<i>D. exerti</i>	$1,9 \pm 0,07$	$3,9 \pm 0,02$
<i>Mertensinema iberica</i>	$\approx 2,1$	$\approx 4,5$
<i>Haemonchus contortus</i>	$2,0 \pm 0,12$	$4,4 \pm 0,08$
<i>Mecistocirrus digitatus</i>	$\approx 0,7$	$\approx 1,4$
<i>Ostertagia circumcincta</i>	$1,3 \pm 0,26$	$2,5 \pm 0,32$
<i>O. dahurica</i>	$1,3 \pm 0,04$	$4,1 \pm 0,03$
<i>Oswaldocruzia filiformis</i>	$1,8 \pm 0,03$	$4,1 \pm 0,03$
<i>Marchallagia marshalli</i>	$2,6 \pm 0,20$	$4,2 \pm 0,23$

На основании этих сведений А. А. Прокофьева-Бельговская (1986) делает предположение, что у аскарид функции концевых гетерохроматиновых районов хромосом ограничены клетками зародышевого пути, и что эти районы содержат гены, которые как и гены «у» хромосомы дрозофилы, функционируют лишь в мейозе и обеспечивают развитие половых клеток. Вполне вероятно, что такое явление имеет место не только у аскаридат, но свойственно и другим нематодам с голокинетическими хромосомами. Возможно также предположить, что иногда диминуции хроматина и фрагментация хромосом происходит в клетках зародышевого пути. Это может вести к делениям гетерохроматиновых участков разных размеров, а также к нерцепируемым транслокациям и инверсиям и лежать в основе эволюционных преобразований кариотипов.

Видовая специфичность гельминтов с одинаковыми карิโอ типами (изученные нами представители родов *Oesophgostomum* и *Dictyocaulus*), вероятно, проявляется на генном уровне за счет генных мутаций или инверсий (изменение порядка генов в хромосоме). Такие изменения в гено типе не приводят к изменениям в морфологии и в длине хромосом и не отражаются на карิโอ типе. Однако не исключено и то, что эти гельминты являются морфологическими вариациями одного полиморфного вида. Решению вопроса о валидности этих видов, на наш взгляд, могли бы способствовать диаллельные скрещивания (каждого с каждым). В результате таких скрещиваний могли бы выявиться характерные расщепления по ряду признаков в случае принадлежности партнеров к одному виду. Нескрещиваемость, заметное снижение плодовитости или бесплодие потомства может быть свидетельством их видовой специфичности.

Поскольку такие работы с паразитическими нематодами проводить крайне затруднительно, положительные результаты можно ожидать от менее трудоемких цитогенетических исследований (дифференциальное окрашивание хромосом, пахитенный анализ хромосом), а также от фотометрирования ДНК и сравнения размеров ядер различных клеток.

- Босток К., Самнер Э. Хромосомы эукариотической клетки.— М.: Мир, 1981.— 597 с.
- Гиндилис В. М. Митотическая спирализация и кардиограммный анализ у человека // Цитология.— 1966.— 8, № 2.— С. 144—157.
- Дмитриева Т. И., Подгорнова Г. П. К вопросу о гаметогенезе и оплодотворении у некоторых видов нематод: Тез. Всесоюз. науч. конф. зоологов педвузов.— Пермь, 1976.— С. 63—64.
- Кузнецова В. Г., Петропавловская М. Б. О поведении голокинетических хромосом в сперматогенезе у клопов щитников // Цитология, 1976.— 18, № 6.— С. 702—710.
- Кузнецова В. Г. Хромосомы голокинетического типа и их распространение у насекомых и других беспозвоночных животных // Карисистематика беспозвоночных животных.— Л., 1979.— С. 5—19.
- Подгорнова Г. П. Хромосомные комплексы в период созревания половых продуктов нематоды *Oswaldocruzia goeaei* (Skrjabin et Schulz, 1952) // Экол. и эксперим. паразитология.— Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1975.— С. 140—143.
- Подгорнова Г. П., Трофименко В. Я., Дмитриева Т. И., Ломакин В. В. и др. О кариологии некоторых нематод подклассов Secernentea и Adenophorea // Тр. Гельм. лаб. АН СССР.— 1979.— 29.— С. 112—118.
- Подгорнова Г. П., Дмитриева Т. И., Сергеева Т. П. Кариотипы двух видов сингамид (Nematoda: Syngamidae) птиц // Исследов. по морфол., таксоном. и биол. гельминтов птиц.— М.: Наука, 1985.— С. 99—101.
- Подгорнова Г. П., Шарпило В. П. Кариотипы некоторых нематод — паразитов амфибий и рептилий // Материалы X конф. Укр. о-ва паразитологов.— Киев: Наук. думка, 1986.— С. 120.
- Прокофьева-Бельговская А. А. Гетерохроматические районы хромосом.— М.: Наука, 1986.— С. 317—318.
- Рыбина С. Н., Лобанов А. Л. Опыт использования симметрических функций для сравнения кариотипов мермитид.— Киев, 1983.— Деп. в ВИНТИ, № 7006-83 деп., 11.
- Boveri Th. Die Blastomerenkerne von *Ascaris megalocephala* und die Theorie der Chromosomen Individualität // Arch. Zellforsch. Leipzig, 1909 a.— S. 181—268.
- Boveri Th. Über "Geschlechtschromosomen" bei Nematoden // Ibid.— 1909 b.— 4.— S. 132—141.
- Boveri Th. Die Potenzen der *Ascaris*-Blastomeren bei abgeänderten Furchung.— Jena: Festschr. Hertwig, 1910.— Bd. I.— S. 131—214.
- Bremner K. C. Cytological studies of the specific distinctness of the ovine and bovine "strains" of the nematode *Haemonchus contortus* (Rudolphi) Cobb (Nematoda, Trichostrongylidae) // Austral. J. Zool.— 1955.— 3, N 3.— P. 312—323.
- Goswami U. Chromatin elimination in a rare species of nematode *Physaloptera indiana* // Curr. Sci. India, 1973.— 42, N 16.— P. 576—577.
- Goswami U. Chromosomal studies during cleavage divisions in ten species of nematodes // Res. Bull. Panjab. Univ. Sci.— 1976.— 27.— P. 119—120.
- Le Sambre L. F. The chromosome numbers of *Oesophagostomum columbianum* Curtice and *Chabertia ovina* Fabricius (Nematoda: Strongylata) // Trans. Amer. microsc. Soc.— 1968.— 87.— P. 105—106.
- Strockman C. Eibildung, Samenbildung und Befruchtung von *Strongylus filaria* // Zool. Jahrb. Abt. Anat. 1905.— 22.— S. 577—628.
- Tobler M., Smith K. P., Ursprung H. Molecular aspects of chromatin elimination in *Ascaris lumbricoides* // Develop. Biol. 1976.— 27.— P. 190—203.

- Walton A. C. Studies on nematode gametogenesis // Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.— 1924.— 1.— S. 167—239.
- Walton A. C. Gametogenesis // Chitwood B. C., Chitwood M. B. An Introduction to nematology.— Baltimore (Md): Monumental Print. Co., 1950.— Sect. 2, N 1.— P. 205—214.
- White M. J. D. Chromosome cycle of *Ascaris megalocephala* // Nature, 1936.— 137.— P. 783.

Волгоградский педагогический институт
Лаборатория гельминтологии АН СССР (Москва)
Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 20.06.90.

Karyotype Evolution in the Nematode Superfamilies Trichostrongyloidea and Strongyloidea. Podgornova G. P., Aluart de la Cruz M., Dmitrieva T. I., Lomakin V. V., Timofeev P. V., Sharpilo V. P.— Vestn. zool., 1991, N 2.— An attempt of evolutionary processes analysis in Nematode karyotypes, specialization within subfamilies.

УДК 591.41:597.587.2

А. А. Кошовский

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ КРОВЕНОСНОЙ СИСТЕМЫ НЕКОТОРЫХ РЫБ ПОДОТРЯДА SCOMBROIDEI

Подотряд Scombroidei объединяет пелагических океанических рыб, которые имеют высокую адаптивную способность к постоянному скоростному передвижению. Некоторые из них, а именно представители семейства Thunnidae способны сохранять метаболическое тепло и поддерживать температуру тела на 6—8 °C выше окружающей среды (Barrett, Hester, 1964; Carey, Teal, 1966; Carey et al., 1971; Carey, 1973). Это стало возможным благодаря особому строению у них кровеносной системы, главная отличительная черта которой состоит в развитии подкожной сосудистой сети (rete mirabilia), выполняющей роль противоточного теплообменника (Kishinouye, 1923; Gibbs, Collette, 1967; Graham, 1975). У многих скумбриевых (скумбрии, макрели, пелагиды) не обнаружено ни противоточного теплообменника, ни связанной с ним повышенной температуры тела. Кровеносная система у этих видов близка к классической, хотя и имеет свои особенности.

Целью данной работы было изучение кровеносной системы рыб подотряда Scombroidei с различной степенью развития противоточной системы теплообмена и определение путей ее эволюции.

Методы и материалы. *Auxis thazard*, *Katsuwonus pelamis*, *Thunnus obesus* были получены из ЮгНИРО в мороженом виде, *Sarda sarda* получена свежепойманной (м. Аюдаг, Черное море). Кровеносные сосуды промывали физиологическим раствором и гепарином, с последующим наполнением их водным раствором сурика. Материал фиксировали в 10 %-м растворе формалина. Через 16 дней инъецированный материал исследовали методом рентгенографии. Затем проводили макро- и микропрепарирование по методу В. П. Воробьева.

Пелагида (*Sarda sarda*). Сердце относительно крупное, пирамидального типа (Santer, Greer, 1983). Состоит из венозного синуса (sinus venosus), предсердия (atrium), желудочка (ventriculum) и артериальной луковицы (bulbus aortae). Венозный синус объемный, тонкостенный, сообщающийся с предсердием отверстием с 2 карманообразными клапанами. Предсердие в виде мешочка соединяется с дорсальной стороной желудочка. Желудочек по форме напоминает тетраэдр. Стенки толстые, из двух слоев: внешнего — компактного и внутреннего — губчатого. Артериальная луковица соединена с желудочком на той же стороне стенки, что и с предсердием. Она немного сжата латерально, с